

УДК 595.762

## ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ГОРНОЙ ТАЙГИ И ГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ВОСТОЧНОГО САЯНА

© 2005 г. Л. Ц. Хобракова\*, И. Х. Шарова\*\*

\* *Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, 670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6*

*E-mail: khobrakova@pochta.ru*

\*\* *Московский педагогический государственный университет, 129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5*

Поступила в редакцию 21.12.2004 г.

Изучена сезонная динамика активности и демографическая структура популяций 15 массовых видов жуков-жужелиц горно-таежного и горно-лесостепного поясов Восточного Саяна (Окинское нагорье). Разработана классификация жизненных циклов доминантных видов жужелиц по длительности онтогенеза, типу сезонной динамики активности и по наличию внутривидовых группировок с разными сроками размножения. Выявлены стратегии жизненных циклов карабид к суровым горным условиям Восточного Саяна.

Изучение жизненных циклов карабид – массовой группы почвообитающих насекомых – одна из актуальных проблем экологии, так как особенности развития этих жуков отражают многие параметры окружающей среды и могут служить их индикаторами. Начало изучению этой проблемы положено датским энтомологом С. Ларссоном (Larsson, 1939), а в настоящее время накопилось много публикаций по развитию жужелиц, в которых отражено много новых данных и подходов к трактовке типологии жизненных циклов (Шарова, Душенков, 1979; Макаров, Черняховская, 1989, 1990; Макаров, 1991; Шарова, Денисова, 1996, 1997; Маталин, 1997, 1998; Хобракова, 2002; Шарова, Хобракова, 2002, 2005; Шарова, Филиппов, 2003; Thiele, 1969; Houston, 1981; Andersen, 1984; Refseth, 1984, 1988; Sota, 1985, 1986; Brandmayr, Zetto Brandmayr, Butterfield, 1986; Paarmann, 1986; Wallin, 1987; Schats, 1994; Sharova, Denisova, 1995; Cardenas, Hidalgo, 2000.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящей работе отражены результаты исследований жизненных циклов жужелиц горно-таежного и горно-лесостепного поясов Восточного Саяна, где подобные исследования не проводились.

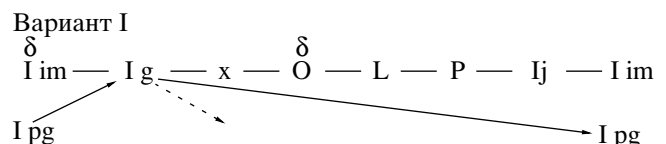
Сбор материала проводился на Окинском нагорье в долине р. Оки и ее притока Ехэ-Хэрэгтэ в 37 биотопах в 2000–2001 гг. За весь период исследований собрано 19 446 имаго жужелиц, относящихся к 15 доминантным видам. Жуков и личинок отлавливали почвенными ловушками с 4%-ным формалином. В каждом биотопе действовало по

10 ловушек. Выборку жуков проводили один раз в декаду. Для доминантных видов был проведен анализ демографической структуры популяций по репродуктивному состоянию и возрасту имаго обоих полов по методике Х. Валлина (Wallin, 1987).

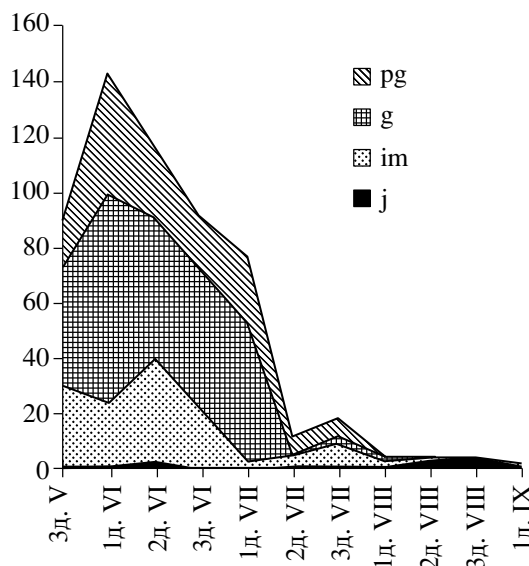
По сезонной динамике активности имаго демографической структуры популяций выявлены типы жизненных циклов 15 доминантных видов. Типология жизненных циклов жужелиц использована по работам К.В. Макарова, Т.А. Черняховской (1989, 1990), К.В. Макарова (1991), И.Х. Шаровой, М.И. Денисовой (1996, 1997), А.В. Маталина (1997, 1998), И.Х. Шаровой, Филиппова (2003), И.Х. Шаровой, Л.Ц. Хобраковой (2005).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

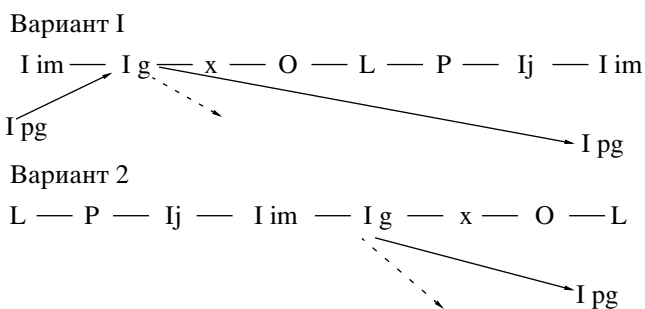
Все изученные доминантные виды жужелиц относятся к многолетним живущим два и более лет, с повторным размножением (рецикликой) в каждом сезоне. Это подтверждается тем, что у всех видов в состав зимующих фаз развития вхо-



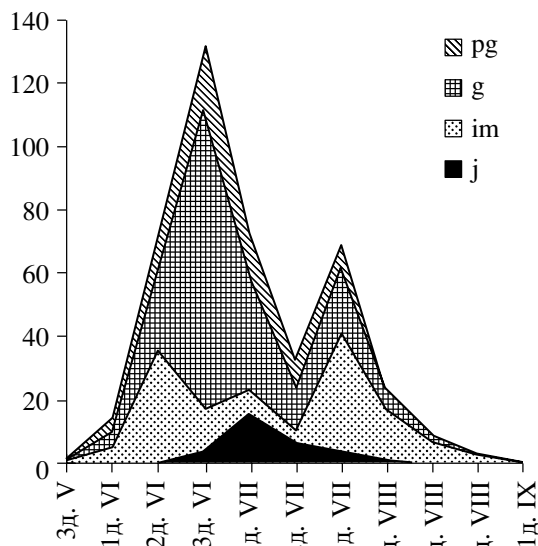
**Рис. 1.** IВм – одногодичное весеннее моновариантное развитие. Обозначения стадии развития жуков: О – яйцо; L – личинка; P – куколка; I – имаго; j – ювенильное, im – имматурное, g – генеративное, pg – постгенеративное; - - - -> – отмирание; x – размножение. (Для рис. 1, 3, 5, 7).



**Рис. 2.** Сезонная динамика активности *Pt. montanus* (Motschulsky, 1844) в лиственных лесах Окинского нагорья. Обозначения возрастов имаго (I): j – ювенильный, im – иматурный, g – генеративный, pg – постгенеративный. По оси ординат – абсолютная численность имаго, по оси абсцисс – подекадные сроки учетов. (Для рис. 2, 4, 6, 8).



**Рис. 3.** IЛп – одногодичное летнее поливариантное развитие.



**Рис. 4.** Сезонная динамика активности *P. fortipes* Chaudoir 1850 в горных степях Окинского нагорья.

дят постгенеративные имаго, приступающие к повторному размножению в следующем сезоне.

По продолжительности развития особей от яйца до размножающихся генеративных имаго изученные виды подразделяются на одногодичные (I), двухгодичные (II) и одно-двухгодичные (I-II).

I – одногодичные жизненные циклы изученных видов жуужелиц по срокам размножения, зимующим фазам и вариантам внутривидового развития представлены двумя типами развития:

1) IВм – одногодичное весеннее моновариантное развитие выявлено у жуужелиц рода *Pterostichus*: *Pt. montanus* (Motschulsky 1844), *Pt. subaeneus* Chaudoir 1850, *Pt. turanensis* Jedlicka 1959. Эти виды размножаются весной, зимуют имаго, развитие популяции происходит синхронно по одному варианту. Моновариантный жизненный цикл характеризуется весенним пиком активности имаго с весенним максимумом яйцепродукции и следующей фенологической последовательностью фаз развития в одном сезоне (от зимовки до зимовки) (рис. 1, 2);

2) IЛп – одногодичное летнее поливариантное развитие проявляется у видов: *Poecilus fortipes* Chaudoir 1850, *Pterostichus dilutipes* (Motschulsky 1844), *Bembidion infuscatum* Dejean 1831. Они размножаются летом и частично ранней осенью с пиком активности имаго и яйцепродукции в середине лета, зимуют имаго и личинки, внутривидовые группы развиваются по двум вариантам со следующей фенологической последовательностью фаз в сезоне (рис. 3, 4).

Численность части популяции с вариантом развития 1 выше, чем у части популяции с вариантом развития 2, что свидетельствует о первичности летнего размножения с зимовкой только имаго. Поливариантность развития – следствие адаптаций вида в горных условиях.

II – двухгодичные жизненные циклы видов развития от яйца до размножения характеризуются длительностью в два года и поливариантностью: наличием двух внутривидовых группировок, развивающихся асинхронно с поочередным размножением через год. Это обеспечивает ежегодное размножение вида. Двухгодичное развитие нами отмечено для видов рода *Carabus*: *C. spasskianus* Fischer-Waldheim 1822, *C. henningi* Fischer-Waldheim 1817, *C. odoratus melleus* Lapouge 1909, *C. canaliculatus* Adams 1812, *C. loschnikovi* Fischer-Waldheim 1823 и рода *Curtonotus*: *Curt. fodinae* (Mannerheim 1825), *Curt. tumidus* (A. Morawitz 1862). Всем им свойственно мультисезонное размножение и они отличаются лишь по срокам максимума в сезонной активности и яйцепродукции.

Критериями двухгодичного развития является комплекс параметров: 1) зимовка имаго и личинок; 2) один максимальный пик размножения од-

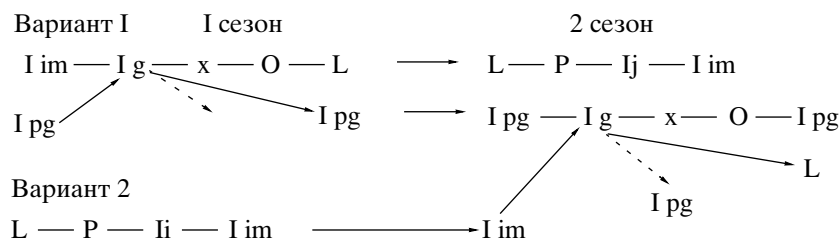


Рис. 5. ПМп – двухгодичное мультисезонное поливариантное развитие.

ной части популяции, зимовавшей на фазе имаго; 3) зимовавшие личинки в течение сезона развиваются до фазы имматурных имаго, уходящих на вторую зимовку; 4) одновременная встречаемость в сезоне размножающихся жуков одной группировки с личинками, куколками и ювенильными имаго другой группировки.

Фенологическая последовательность фаз при двухгодичном мультисезонном поливариантном развитии следующая (рис. 5, 6).

Различия среди изученных двухгодичных видов наблюдались лишь в пиках максимальной яйцепродукции: весенне-раннелетняя у *C. odoratus melleus* Lapouge 1909; ранне-летняя у *C. spasskianus* Fischer-Waldheim 1822, *C. henningi* Fischer-Waldheim 1817; средне-летняя у *C. canaliculatus* Adams 1812, *Curt. fodinae* (Mannerheim 1825); средне-позднелетняя у *C. loschnikovi* Fischer-Waldheim 1823 и *Curt. tumidus* (A. Morawitz 1862).

I–II – одно-двухгодичные жизненные циклы характеризуются наиболее сложной поливариантностью развития: часть популяции развивается от яйца до размножения имаго один год, а другая часть – за два года. В размножении участвуют как одногодичные развивающиеся особи популяции, так и особи с двухгодичным развитием.

Им свойственна мультисезонная активность имаго. У изученных нами видов с одно-двухгодичным развитием: *Harpalus major* Motschulsky 1850 и *H. aequicollis* Motschulsky 1844 имеют средне-летний максимум активности имаго. Одногодичная часть популяции, зимующая в имматурном и даже генеративном состоянии имаго размножается в первой половине сезона, а двухгодичные имаго в большей степени размножаются во второй половине сезона. Средне-летний пик активности жуков связан с одновременным размножением жуков с одногодичным и двухгодичным развитием.

Доказательством размножения двух внутривидовых группировок служат две волны появления ювенильных имаго: в первой половине сезона у ПМп и в конце сезона у ИВм. Из трех группировок размножаются только две. Формула одно-двухгодичного жизненного цикла складывается следующим образом: I–ПМп = IВЛм + ПМп (рис. 7, 8).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате анализа демографической структуры жуков-жужелиц нами разработана классификация жизненных циклов для 15 доминантных видов горно-таежного и горно-лесостепного поясов Окинского нагорья Восточного Саяна. По срокам онтогенеза среди них выделены одногодичные, двухгодичные и одно-двухгодичные виды. По срокам сезонной активности и периоду размножения все перечисленные типы жизненных циклов карабид подразделяются на весенние и мультисезонные. Среди мультисезонных видов по максимальной активности размножения выделены: весенне-раннелетние, среднелетние и позднелетние. Сезонная динамика некоторых видов изменяется по общей продолжительности и срокам размножения на разных высотах и склонах горно-таежного пояса. Жизненные циклы жужелиц в районе исследования реализуются как моновариантные и поливариантные, а также характерно отсутствие осенних и бивольтинных жиз-

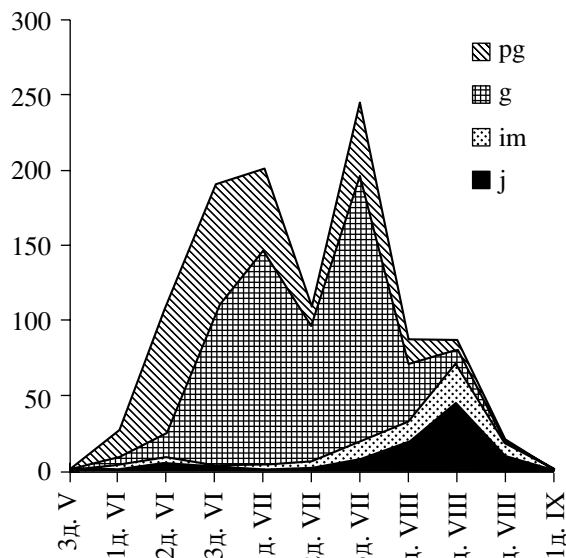
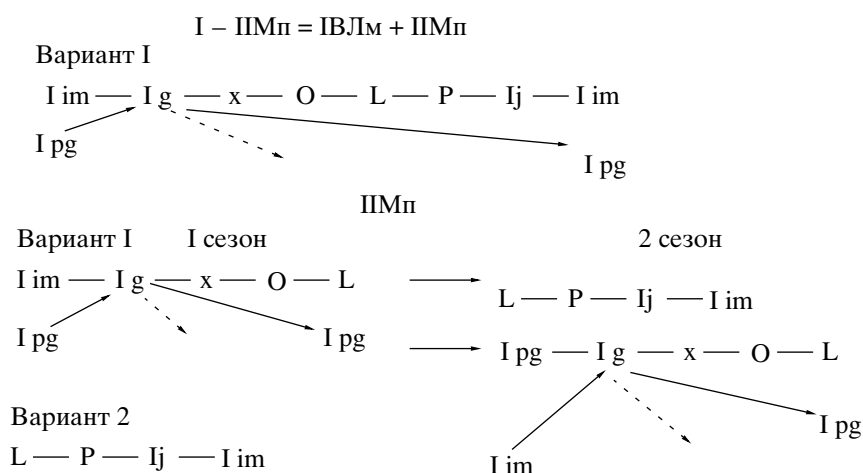


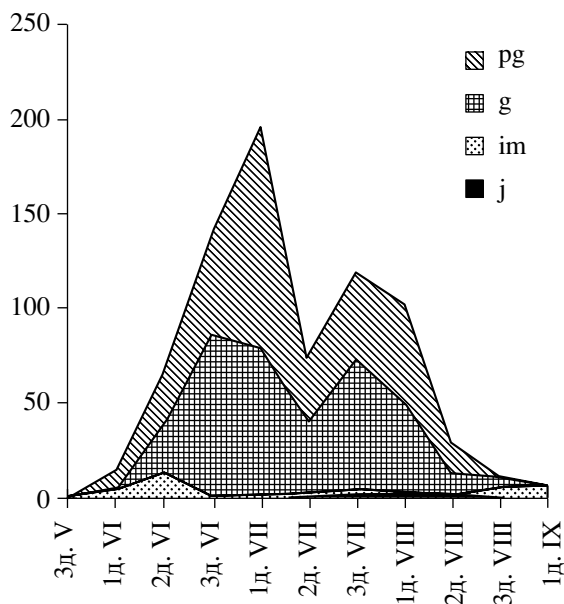
Рис. 6. Сезонная активность *C. loschnikovi* Fischer-Waldheim 1823 в лиственных лесах Окинского нагорья.



**Рис. 7.** I-ПМп – одно-двухгодичное мультисезонное поливариантное развитие состоит из ВЛМ (одногодичное весенне-летнее моновариантное развитие) и ПМп (двухгодичное мультисезонное поливариантное развитие).

ненных циклов, присущих европейским видам карабид.

Адаптации к развитию доминантных видов жуужелиц в горных условиях выражаются в проявлении двух стратегий: ускорении популяционного развития у одногодичных видов и удлинении развития до двух лет у крупных видов рода *Carabus*. Поливариантность жизненных циклов обеспечивает мультисезонное размножение у большинства видов, что способствует повышению плодовитости и снижает риск гибели потомства.



**Рис. 8.** Сезонная активность *H. aequicollis* Motschulsky 1844 в горной лесостепи Окинского нагорья.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берлов О.Э.* Берлов Э.Я. К биологии прибайкальских жуужелиц рода *Carabus* L. (Coleoptera Carabidae) // Жесткокрылые Сибири. Иркутск, 1984. С. 67–77.
- Коробейников Ю.И.* О некоторых особенностях сезонной динамики активности и размножения жуужелиц в условиях Субарктики // Матер. X Всесоюз. совещ. “Проблемы почвенной зоологии”. Новосибирск, 1991. С. 127–128.
- Макаров К.В.* Поливариантность жизненного цикла жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Матер. X Всесоюз. совещ. “Проблемы почвенной зоологии”. Новосибирск, 1991. С. 132.
- Макаров К.В., Черняховская Т.А.* Изменчивость сезонной динамики жуужелицы *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) в разных типах леса // Тез. докл. VIII конф. молодых ученых биологов. “Экологические вопросы рационального природопользования”. Рига, 1989. С. 55–56.
- Макаров К.В., Черняховская Т.А.* Фенология развития и структура популяции *Loricera pilicornis* (F.) (Coleoptera, Carabidae) в условиях агроценоза // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ, 1990. Т. 1. С. 21–32.
- Маталин А.В.* Особенности жизненного цикла *Pseudophonus* (s.str.) *rufipes* Deg. (Coleoptera, Carabidae) в Юго-Западной Молдове // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 4. С. 455–466.
- Маталин А.В.* Жизненные циклы жуужелиц трибы Harpalini (Coleoptera, Carabidae) в условиях Европейского субконтинента: возможные пути их становления и трансформации // Сб. научн. тр. XI съезда РЭО “Проблемы энтомологии в России”. 23–26 сентября 1997. СПб., 1998. Т. 2. С. 25–26.
- Маталин А.В.* Поливариантность жизненного цикла *Harpalus* (s.str.) *affinis* Schrank и ее адаптивное значение // Изв. РАН. Сер. биол. 1998. № 4. С. 496–505.

- Хобракова Л.Ц.* Жизненный цикл жужелицы *Carabus loschnikovi* F.-W. в лиственных лесах Окинско-го нагорья (Восточный Саян) // Матер. III (XIII) Всерос. совещ. по почвенной зоологии "Проблемы почвенной зоологии". Йошкар-Ола, 2002. С. 187–188.
- Шарова И.Х., Денисова М.И.* Поливариантность сезонного развития двух видов жужелиц рода *Calathus* Bonelli (Coleoptera, Carabidae) в лесостепи Центральной России // ДАН СССР. 1996. Т. 348. № 1. С. 140–142.
- Шарова И.Х., Денисова М.И.* Сезонная динамика лесных популяций жужелиц рода *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 4. С. 418–427.
- Шарова И.Х., Душенков В.М.* Типы развития и типы сезонной активности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Фауна и экология беспозвоночных. М.: МГПИ, 1979. С. 15–25.
- Шарова И.Х., Филиппов Б.Ю.* Особенности жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 2. С. 229–238.
- Шарова И.Х., Хобракова Л.Ц.* Сезонная динамика жизненного цикла *Carabus loschnikovi* F.-W. (Coleoptera, Carabidae) в высокогорьях Восточных Саян // Тез. докл. XII съезд РЭО. СПб., 2002. С. 379–380.
- Шарова И.Х., Хобракова Л.Ц.* Особенности жизненных циклов *Pterostichus montanus* (Motschulsky, 1844) и *Carabus loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) (Coleoptera, Carabidae) в условиях горно-таежного пояса Восточного Саяна // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 1. С. 36–46.
- Шиленков В.Г.* Особенности биологии массовых видов жужелиц (Coleoptera Carabidae) фауны южного Прибайкалья // Энтомол. обозрение. 1978. Вып. 2. С. 290–301.
- Andersen J.M.* A re-analysis of the relationships between life cycle patterns and the geographical distribution of Fennoscandian carabid beetles // J. Biogeography. 1984. V. 11. № 6. P. 479–489.
- Brandmayr P., Zetto Brandmayr T.* Phenology of ground beetles and its ecological significance in some of the main habitat types of Southern Europe // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–N.Y.: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 195–220.
- Butterfield J.E.L.* Changes in life cycle strategies of *Carabus problematicus* over a range of altitudes in Northern England // Ecological Entomol. 1986. V. 11. № 1. P. 17–26.
- Cardenas A.M., Hidalgo J.M.* Seasonal activity and reproductive biology beetle of the ground beetle *Carabus dufourii* (Coleoptera, Carabidae) // European J. Entomol. 2000. V. 97. P. 329–338.
- Dijk Th.S. van.* The age-composition of populations of *Calathus melanocephalus* L. Analysed by Studying Marked Individuals kept within fenced sites // Oecologia. 1973. V. 12. P. 213–240.
- Dulge R.* Seasonal activity of carabid beetles in wooded habitats in northwest Germany (Coleoptera, Carabidae) // Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publ.: Dordrech. Series Entomol. 1994. V. 51. P. 125–131.
- Hemmer J., Klenner M., Niesing H., Weber F.* Life history phenomena in a subpopulation of *Carabus auronitens* F. from the Westphalian Lowland // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–N.Y.: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 439–464.
- Houston W.K.* The life cycles and age of *Carabus glabratus* Paykull and *C. problematicus* Herbst (Coleoptera, Carabidae) on moorland in northern England // Ecological Entomol. 1981. V. 6. P. 263–271.
- Jorum P.* Life cycle and phenology of *Carabus problematicus* Herbst, 1786 in Denmark (Coleoptera, Carabidae) // Ent. Meddr. (Kobenhavn). 1985. V. 53. P. 27–30.
- Kalas J.A.* Species composition and seasonal activity patterns of Carabidae (Col.) in a small deciduous forest in western Norway // Fauna Norvegica (Oslo). Ser. B. 1985. V. 32. № 1. P. 28–32.
- Kurka A.* The life cycle of *Agonum ruficorne* (Goeze) (Coleoptera, Carabidae) // Acta ent. Bohemoslov. 1976. V. 73. P. 318–323.
- Larsson S.G.* Entwicklungstufen und Entwicklungszeiten der danischen Carabiden // Entomologische Meddelelser. 1939. Bd. 20. P. 277–560.
- Neudecker Ch., Thiele H.U.* Die jahreszeitliche Synchronisation der Gonadenreifung bei *Agonum assimile* Payk. (Coleoptera, Carabidae) durch Temperatur und Photoperiode // Oecologia. 1974. V. 17. P. 141–157.
- Paarmann W.* Seasonality and its control by environmental factors in tropical ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–N.Y.: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 157–171.
- Refseth D.* The life cycles and growth of *Carabus glabratus* and *C. violaceus* in Budalen, central Norway // Ecological Entomol. 1984. V. 9. № 4. P. 449–455.
- Refseth D.* Annual patterns of activity, reproduction and development in some Norwegian Carabidae (Col.) // Fauna Norvegica (Oslo). Ser. B. 1988. V. 35. № 1. P. 21–30.
- Schats I.* Life strategy of alpine carabid: *Pterostichus jurinei* (Coleoptera, Carabidae) // Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publ.: Dordrech. Series Entomol. 1994. V. 51. P. 213–217.
- Sharova I.Kh., Denisova M.I.* Life cycles and reproduction rhythms of *Calathus erratus* C.R. Sahlberg and *C. micropterus* Duftschmidt (Coleoptera, Carabidae) in the forests of Russian forest-steppe zone // Russian Entomol. J. 1995. V. 4. № 1–4. P. 159–165.

- Sota T.* Life history patterns of Carabid beetles belonging to the subtribe Carabina (Coleoptera, Carabidae) in the Kinki district, Western Japan // *Kontyu* (Tokyo). 1985. V. 53. №. 2. P. 370–378.
- Sota T.* Carabid populations along an altitudinal gradient: life history variation of *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae) // *Carabid beetles: Their adaptations and dynamics*. Stuttgart–N.Y.: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 429–438.
- Thiele H.U.* The control of larval hibernation and of adult aestivation in the Carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem // *Oecologia*. 1969. V. 2. P. 347–361.
- Wallin H.* Distribution, movement and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields // *Plant protection reports and dissertation of the Swedish Univ. for Agric. Sci. Uppsala*, 1987. V. 15. P. 3–19.